

УДК 594.3(262.5)

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ МИДИЙ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (LAMARCK, 1819) В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ ЧЁРНОГО МОРЯ

Шурова Н. М.¹, Стадниченко С.В.¹

Фенотипическая пластичность мидий *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) в разных условиях среды Черного моря. — Н. М. Шурова¹, С. В. Стадниченко¹. — На основе окраски наружного призматического слоя раковин у черноморской мидии выделены три фенотипические группы: Fa-коричневые и Fb-фиолетово-синие (гомозиготы), Fc-гетерозиготы, содержащие как коричневые, так и фиолетово-синие участки раковин. На основе фильтрационной активности моллюсков разных фенотипических групп выявлена степень их устойчивости к уровню солёности вод. В условиях длительной гипоксии выявлены различия в уровне смертности мидий разных фенотипических групп. Проанализировано влияние глубины обитания моллюсков на количественные показатели фенотипов мидии.

Ключевые слова: мидия, окраска, фенотипы, глубина, солёность, гипоксия.

Адрес: ¹ – Институт морской биологии НАН Украины, 65011, Одесса, ул. Пушкинская, 37 e-mail: shmussel@paco.net.ua.

Фенотипова пластичність мідій *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) в різних умовах середовища Чорного моря. — Н.М.Шурова¹, С.В.Стадніченко¹. — На основі забарвлення зовнішнього призматичного шару мушель у чорноморської мідії виділено три фенотипові групи: Fa-коричневі, Fb-фіолетово-сині (гомозиготи), Fc-гетерозиготи, що містять як коричневі, так і фіолетово-сині ділянки мушель. На основі фільтраційної активності моллюсків різних фенотипових груп виявлено міру їх стійкості до рівня солоності вод. В умовах тривалої гіпоксії виявлені відмінності в рівні смертності мідій різних фенотипових груп. Проаналізовано вплив глибини проживання моллюсків на кількісні показники фенотипів мідії.

Ключові слова: мідія, забарвлення, фенотип, глибина, солоність, гіпоксія.

Адреса: ¹ – Інститут морської біології НАН України, 65011, Одеса, вул. Пушкінська, 37, e-mail: shmussel@paco.net.ua.

Phenotypic plasticity of mussels *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) in a variety of environments of the Black Sea. — N.M. Shurova¹, S.V. Stadnichenko¹. — Three phenotypic groups were established in Black Sea mussels on the colouring of outer prismatic layer of their shells: Fa – brown and Fb – violet (homozygotes), Fc – violet radial strips on the brown phone of shell surface (heterozygotes). Phenotypic features of the filtration activity of mussels were revealed in water with different salinity. Phenotypic differences in mortality of mussels were found in conditions of prolonged hypoxia in the Black Sea water. Effect of habitat depth on the phenotypic structure of mussel settlements was also revealed.

Key words: mussel, colouring, phenotypes, depth, salinity, hypoxia.

Address: ¹ – Institute of marine biology of NAS of Ukraine, 65011, Odessa, Pushkinsky street, 37, e-mail: shmussel@paco.net.ua.

Введение

Под фенотипической пластичностью обычно понимают способность организма сохранять свои жизненные функции в изменяющихся условиях внешней среды, т. е. приспособляться к ним. Давно известно, что среди мидий *Mytilus galloprovincialis* Черного моря выделяются полиморфные группы, различающиеся цветом раковины – от светло-коричневого до темно-фиолетового.

Предположение о генетической природе окраски этих моллюсков было в дальнейшем подтверждено [3] соответствием теоретической модели наследования наблюдаемых частот мидий, как однолокусной двухаллельной системы без доминирования, при разделении моллюсков по цвету их раковин на три фенотипические группы: черно-фиолетовые (гомозиготы), светло-

коричневые (гомозиготы) и темно-коричневые (гетерозиготы).

Исследования фенотипов, выделяемых по окраске поверхности раковин мидий, были подвергнуты вполне обоснованной критике [7; 8], поскольку общий цвет створки складывается из окраски двух различных ее элементов – карбонатного наружного призматического слоя и перекрывающего его органического периостракума. В связи с этим представляется более обоснованной система фенотипов, различающихся окраской лишь наружного призматического слоя раковины, обусловленной характером локализации в этом слое фиолетового пигмента [10; 12]. Наличие двух альтернативных типов окраски (с пигментом и без него) и третьего промежуточного типа (с радиальными, различно окрашенными участками раковин) предполагает возможность наследования окраски призматического слоя

раковины по однолокусной двухаллельной системе без доминирования. Реальность этой модели наследования подтверждена соответствием эмпирических частот встречаемости моллюсков с разными вариантами распределения фиолетового пигмента теоретическим их соотношениям, определяемым уравнением Харди-Вайнберга, для отдельных поселений мидий в прибрежных водах шельфа Украины [12], Крыма [14], Кавказа [5].

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили лабораторные эксперименты по солеустойчивости мидий разных фенотипических групп, выполненные нами в 1998 г. при температуре 20–22°C и 6–8°C, а также моллюски, собранные в прибрежных биотопах разных регионов северо-западной части Черного моря в летне-осенние периоды 2011–2013 годов.

Фенотип моллюсков устанавливали по характеру распределения фиолетового пигмента в наружном призматическом слое раковин мидий после удаления periostracum. По ранее предложенной схеме [12] были выделены три варианта окраски призматического слоя: (фенотип Fb) – наружный слой фиолетовый; (фенотип Fa) – наружный слой коричневый, фиолетовый пигмент отсутствует; (фенотип Fc) – в призматическом слое раковины наблюдается чередование фиолетовых и не пигментированных (светло-коричневых) радиальных участков. Мидии последней группы рассматриваются в качестве гетерозигот, а первых двух групп – как гомозиготы.

Ранее было отмечено, что мидии разных фенотипов проявляют значительные вариации частот

встречаемости в различных районах и биотопах [10; 12], но имеющиеся разрозненные сведения недостаточны для обоснования общих выводов о закономерностях пространственной изменчивости соотношений фенотипов.

У мидий с разными вариантами окраски раковины выявлены различия скорости роста и формирования биссусных нитей [2;4], содержания каротиноидов [1], уровней энергетического обмена [9] и состояния антиоксидантного ферментативного комплекса [6]. Это дает основание полагать, что пространственные изменения встречаемости мидий различных фенотипов связаны с разнообразием условий среды и имеют физиологическую основу, детальное выяснение которой еще только предстоит.

Результаты и их обсуждение

Экспериментальные работы по солеустойчивости мидий. Фенотипические различия адаптации черноморских мидий к различной солености вод рассматриваются нами на уровне целостных организмов с помощью анализа их фильтрационной активности. Показателем солеустойчивости мидий разных фенотипов (Fa, Fb и Fc) в лабораторных экспериментах было выявление относительного количества (%) фильтрующих моллюсков (табл. 1) при перемещении их из естественной среды, где соленость вод составляла 16‰, в сосуды с температурой воды 20–22°C и соленостью 10, 11, 18, 22, 26, 32‰. Подсчет фильтрующих особей производили после пребывания мидий в течение часа в каждом приготовленном растворе.

Таблица 1. Относительное количество (%) мидий разных фенотипов, фильтрующих воды с соленостью от 10 до 32‰ при температуре 20 – 22 °C

Table 1. Relative amount (%) of the mussels of different phenotypes, filter waters with salinity from 10 to 32‰ at temperature 20 – 22°C

Количество мидий разных фенотипов	Соленость вод ‰					
	10	11	18	22	26	32
Fa = 50	24.3	52.2	86.1	32.2	15.4	8.2
Fb = 50	28.5	56.7	92.3	40.6	30.6	10.3
Fc = 50	56.8	65.9	100.0	28.3	6.1	4.0

Результаты данного эксперимента показали, что мидии гетерозиготного фенотипа Fc являются наиболее активными фильтраторами при низких значениях солености: 10, 11, 18 ‰. При увеличении солености вод (22, 26 и 32 ‰) их относительное количество (%), среди фильтрующих моллюсков, становится наименьшим. Низкая активность мидий гетерозиготного фенотипа Fc в соленых водах отвечает их минимальной жизнестойкости, выявленной нами ранее [11] и на клеточном уровне.

Фильтрационная активность мидий гомозиготных фенотипов Fa и Fb имеет сравнительно общий характер. Для них характерно при низкой солености вод (10, 11, 18‰) меньшее относительное количество (%) фильтрующих особей, чем для мидий гетерозиготного фенотипа Fc, тогда как при высоких уровнях солености

(22, 26, 32‰) – их количество (%) среди фильтрующих особей наибольшее, особенно это характерно для синих мидий (фенотип Fb). Следует отметить, что при всех вариантах солености вод фильтрующих моллюсков фенотипа Fb, с фиолетовым пигментом во внешнем слое раковины, было больше, чем коричневых моллюсков (фенотип Fa).

В эксперименте с предварительной акклимацией моллюсков к экстремально низкой солености вод (6–8‰) сине-фиолетовые особи (фенотип Fb) также проявляли максимум фильтрационной активности, а их смертность была в четыре раза ниже, чем коричневых моллюсков фенотипа Fa.

При проведении эксперимента было замечено, что на фильтрационную активность черноморских мидий в водах разной солености значительное влияние оказывает и

температура вод. Поэтому следующий эксперимент (табл. 2) проводился нами в январе при низкой температуре вод (6–8°C).

Как видно из представленных в таблице данных, наибольшая активность при температуре 6–8°C в водах с высоким уровнем солености характерна коричневым моллюскам (фенотипы Fc и Fa). При снижении солености вод от 9.2 до 7.8‰ наиболее активными фильтрами

остаются гетерозиготные мидии (фенотип Fc) и также фиолетовые моллюски гомозиготного фенотипа Fb, которые в большей степени поддаются действию двухнедельной акклимации к низкой солености вод (табл. 3). Следует отметить, что при солености вод 6‰ и ниже, как при температуре 6°C, так и при 20–22°C, фильтрационная активность мидий не наблюдалась.

Таблица 2. Относительное количество (%) мидий различных фенотипов, фильтрующих воды с соленостью от 31.1 до 7‰ при температуре 6–8°C

Table 2. Relative amount (%) mussels of different phenotypes, filter of the waters with salinity from 31.1 to 7‰ at the temperature 6–8 °C

Количество мидий разных фенотипов	Соленость вод, ‰						
	31.1	28.2	25.2	9.2	8.6	7.8	7
Fa = 45	67.5	92.5	97.5	45.0	45.0	20.0	10.0
Fb = 45	34.5	84.2	90.8	76.6	70.1	12.6	5.7
Fc = 45	55.6	86.4	97.7	80.0	57.8	22.2	4.4

Таблица 3. Относительное количество (%) мидий разных фенотипов, фильтрующих воды с низкой соленостью, после их акклиматизации в течение 15 дней в воде соленостью 8‰ и температуре 6–8°C

Table 3. Relative amount (%) of mussels of different phenotypes which filter waters with low salinity after their acclimatization during 15 days in water by salinity of 8‰ and temperature 6–8 °C

Количество мидий разных фенотипов	Соленость вод, ‰						
	8.6	7.8	7.6	7.3	7.1	6.86	6.34
Fa = 44	100	100	93.2	65.9	54.5	36.4	22.7
Fb = 44	100	100	100	87.8	85.0	62.5	57.5
Fc = 44	100	100	100	77.6	46.9	18.4	10.2

Влияние гипоксии на жизнедеятельность мидий.

Важным элементом успешной жизнедеятельности мидий в Черном море является мера насыщения водных масс кислородом. С начала 80-х годов прошлого столетия явление дефицита кислорода, вплоть до его полного отсутствия, при котором происходит массовая гибель донных организмов, в северо-западной части Черного моря наблюдается достаточно часто. И хотя мидии способны изолироваться от неблагоприятных условий среды, плотно смыкая створки, однако такая изоляция не может быть довольно длительной. Экспериментальные работы [15] показали, что при температуре 10°C двухнедельная изоляция от внешней среды приводит к гибели около 25% моллюсков. Изоляция моллюсков свыше 20 дней вызывает гибель более 50% мидий.

Нами неоднократно проводились исследования по изменению фенотипической структуры поселений мидии в результате замора донных организмов. Однако, достоверные различия в смертности моллюсков разных фенотипических групп удалось обнаружить лишь при длительном заморе, когда смертность мидий достигала более 50% их первичной численности. Так, в условиях такой длительной гипоксии в ювенильной группе поселений моллюска была обнаружена ($p=0.999$) наибольшая смертность гетерозигот (фенотип Fc). Смертность светло-коричневых гомозигот (фенотип Fa) также была выше ($p=0.99$), чем синих гомозигот (фенотип Fb).

Влияние глубины обитания на фенотипическую структуру поселений мидий. Для сравнительно мелководной северо-западной части

Черного моря, опресняющейся значительным поступлением пресноводного стока ряда крупных рек, глубина имеет особо важное значение. Вследствие мелководья и огромного в сравнении с остальной частью моря, речного стока, интенсивность вертикальных и горизонтальных контрастов здесь на порядок выше, чем в открытом море.

С увеличением глубины в прибрежных регионах моря часто происходят резкие изменения температуры, солености вод, содержания кислорода и других гидрохимических параметров, что, безусловно, влияет на распределение гидробионтов, в том числе, и на черноморских мидий. Согласно выявленным нами ранее зависимостям [13], частоты гомозиготных фенотипов изменяются при увеличении глубины их обитания. Так, доля мидий фенотипа Fa – увеличивается, а Fb – снижается. В этих исследованиях мы анализировали диапазон глубин 15–71 м.

Исследования, проведенные в диапазоне глубин 0–12 м. в октябре 2013 г. в прибрежных биотопах разных регионов северо-западной части Черного моря (табл.4) показали, что и на меньших глубинах в прибрежных биотопах проявляются такие же закономерности, т.е. по мере увеличения глубины обитания мидий доли коричневых гомозигот (фенотип Fa) – достоверно ($F\text{-Ratio} = 27.82$, $p = 0.019$, $r = 0.91$, $SEE = 0.05$) возрастают, а синих гомозигот (фенотип Fb) достоверно ($F\text{-Ratio} = 46.67$, $p = 0.0005$, $r = -0.94$, $SEE = 0.036$) убывают.

Полученные нами уравнения связи (на 99% уровне) долей гомозиготных фенотипов Fa и Fb с глубиной их обитания:

$$F_a = 0.11152 + 0.025867 * \text{Glub},$$

$$F_b = 0.40615 - 0.02225 * \text{Glub},$$

могут быть использованы в прогнозных целях для выявления долей этих фенотипов на разной глубине в прибрежных участках моря.

Следует отметить, что значения долей гетерозиготного фенотипа F_c варьируют в прибрежных биотопах от 0.35 до 0.52, не проявляя достоверных связей с глубиной обитания моллюсков.

Таблица 4. Фенотипическая структура мидий в прибрежных поселениях разных регионов северо-западной части Черного моря в октябре 2013 г.

Table 4. Phenotypic structure of mussels in the off-shore settlements of different regions of north-western part of the Black sea in October, 2013

Глубина, м	Доли фенотипов			Количество особей, экз.
	F_a	F_b	F_c	
0	0,13	0,39	0,48	330
1	0,18	0,37	0,44	585
3	0,13	0,41	0,46	80
5	0,26	0,30	0,45	161
6	0,26	0,25	0,49	197
7	0,27	0,21	0,52	180
10	0,30	0,19	0,51	227
12	0,50	0,15	0,35	262

Выводы

1. Экстремально низкой для нормальной жизнедеятельности мидий всех фенотипических групп является соленость вод 6‰.

2. В условиях длительной гипоксии, когда смертность моллюсков достигает больше 50% от их первоначальной численности, в ювенильной группе поселений мидий наблюдается наибольшая смертность гетерозигот (F_c). Смертность коричневых гомозигот (F_a) также выше, чем синих гомозигот (F_b).

3. В прибрежных биотопах северо-западной части Черного моря, в диапазоне глубин 0–12м, при увеличении глубины обитания доля коричневых гомозигот (фенотип F_a) увеличивается, а фиолетовых моллюсков (фенотип F_b) – уменьшается.

4. Полученные нами уравнения зависимости доли гомозиготных фенотипов F_a и F_b от глубины обитания моллюсков могут быть использованы в прогнозных целях для выявления распределения этих фенотипов мидий в прибрежных участках северо-западной части Черного моря.

1. Анцупова Л. В. Каротиноиды черноморской мидии / Л. В. Анцупова, Е. М. Руснак // IV Всесоюз. конф. по промысловому беспозвоночному, Севастополь, 1986 г. Ч.2, тезисы докл. – М., 1986. – С. 176–177.
2. Биология культивируемых мидий. / [В. Н. Иванов, В. И. Холодов, М. И. Сеничева и др.]. – Киев: Наукова думка, 1989. – 100 с.
3. Булатов К. В. Генетическая природа окраски раковин у черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. / К. В. Булатов // Докл. АН УССР. – 1984. – №6. – С. 54–56.
4. Булатов К. В. Различия в прикреплении к субстрату мидий разных генотипов / К. В. Булатов, Т. Ф. Звездина // Цитология и генетика. – 1987. – Т. 21, № 1. – С. 71–74.
5. Ганцевич М. М. Генетика пигментации раковины средиземноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam., (*Bivalvia*, *Mytilida*) / М. М. Ганцевич, А. В. Тюнникова, В. В. Малахов // Докл. Акад. Наук. – 2005. – Т. 404, № 4. – С. 565–566.
6. Гостюхина О. Л. Антиоксидантный ферментативный комплекс тканей различных цветовых морф черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. / О. Л. Гостюхина, А. А. Солдатов, И. В. Головина, А. Я. Столбов // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 42–47.
7. Дехта В. А. О полиморфизме окраски раковины мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. / В. А. Дехта // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны: тезисы докл. междунар. конф. – 2003. – С. 75–77.
8. Драголи А. Л. К вопросу о взаимосвязи между вариациями черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) / А. Л. Драголи // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. – Киев: Наукова думка. – 1966. – С. 3–15.
9. Сагайдачный А. Ю. Цветовой полиморфизм и дыхание черноморских мидий разных генотипов / А. Ю. Сагайдачный, Н. П. Лучина // Биология объектов мариккультуры. – М., 1987. – С. 49–51.
10. Столбова Н. Г. Генетическая изменчивость цвета раковины у мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. иловых поселений Черного моря / Н. Г. Столбова, А. В. Пиркова, А. Н. Гах // Цитология и генетика. – 1997. – Т. 31, № 1. – С. 38–40.
11. Шурова Н. М. Фенотипические различия выживаемости клеток жаберного эпителия у мидий из Черного моря в воде различной солености / Н. М. Шурова, В. Н. Золотарев // Биология моря, 1990. – N 4. – С. 31–35.
12. Шурова Н. М. Анализ фенотипической структуры поселений мидий Черного моря по окраске наружного призматического слоя их раковин / Н. М. Шурова, В. Н. Золотарев // Морський Екологічний Журнал. – 2008. – Том 7, №4. – С. 88–97.
13. Шурова Н. М. Структурно-функциональная организация популяции мидий *Mytilus galloprovincialis* Черного моря. – Киев: «Наукова думка». – 2013. – 208 с.
14. Ivanov V. N. Population-genetic investigation of the Black Sea *Mytilus galloprovincialis* Lam. / V. N. Ivanov, K. V. Bulatov // Hydrores. – 1990. – Vol. 7, N 8. – P. 36–41.
16. Theed H. Comparative studies on the influence of oxygen deficiency and hydrogen sulphide on marine bottom invertebrates // Netherl. J. Sea Res. 1973. – P. 244–252.

Отримано: 26 травня 2016 р.

Прийнято до друку: 16.06.2016